

(Aus den WILLIAM G. KERCKHOFF Laboratories of the Biological Sciences, California, Institute of Technology, Pasadena, Calif., USA.)

Untersuchungen über das Kältebedürfnis von zweijährigem *Hyoscyamus niger*¹.

Von ANTON LANG².

Einleitung.

Bei einer Reihe von Pflanzen wird die reproduktive Entwicklung durch die Einwirkung tiefer Temperaturen ausgelöst oder gefördert. Dies „Kältebedürfnis“ wurde 1918 von G. GASSNER entdeckt; später wurde dafür der Begriff „Jarowisation“ oder „Vernalisation“ geprägt. Manche der kältebedürftigen Pflanzen bleiben ohne Kältebehandlung dauernd vegetativ; dies sind die echten Zweijährigen. Bei anderen hat die tiefe Temperatur nur einen quantitativen Einfluß; d.h. Blütenbildung tritt schließlich auch bei dauernder Kultur in höheren Temperaturen ein, jedoch mehr oder weniger verspätet. Dies sind die Winterannuellen. Während der Kälteeinwirkung selbst ist oft keine sichtbare Veränderung an der Pflanze festzustellen; bei Zweijährigen befindet sich diese oft in einer Art Ruhestadium. Wird sie aber nach einer ausreichenden Kältezeit höheren Temperaturen ausgesetzt, so setzt die Entwicklung in der veränderten Richtung ein. Die Wirkung der Kälte trägt also ausgesprochen induktiven Charakter.

Obgleich die Temperatur der entscheidende Faktor in der Vernalisation ist, liegen sehr wenige zuverlässige Untersuchungen über die genauere Temperaturabhängigkeit des Vorganges vor. Die umfassendste davon ist die von STOUT an Zuckerrüben; auf Grund seiner Ergebnisse hat STOUT versucht, den dem Kältebedürfnis zugrunde liegenden physiologischen „Mechanismus“ zu deuten. Vor kurzem haben GOEBEL u. MELCHERS die Temperaturabhängigkeit der Vernalisation bei einigen Getreidevarietäten untersucht (s. GOEBEL 1950).

Im folgenden werden die Ergebnisse einiger orientierender Versuche über die Temperaturabhängigkeit der Vernalisation von zweijährigem *Hyoscyamus niger* L. (Bilsenkraut) beschrieben. Bei dieser Art kommen ein- und zweijährige Formen vor, und dieser Unterschied beruht auf einem Gen (CORRENS 1904, MELCHERS 1937). Die Art ist gleichzeitig eine Langtagpflanze (s. LANG u. MELCHERS 1943), und zweijährige Individuen kommen zur Blüte nur, wenn sie erst tiefen Temperaturen und darauf Langtagen ausgesetzt werden. Die Pflanze ist also hervorragend geeignet, die Kontrolle der Blütenbildung durch diese beiden Faktoren bei ein und demselben Objekt vergleichend zu untersuchen.

Versuchsmaterial und Versuchsanstellung.

Für die Versuche wurde dasselbe Pflanzenmaterial verwendet, das auch für frühere Untersuchungen von MELCHERS und LANG gedient hatte (zuletzt LANG und MELCHERS 1947), und zwar diesmal die gelbblühende zweijährige Linie (Genformel $\frac{ann^+}{ann^+} \frac{pall^+}{pall^+}$), nur in einem

Versuch auch einige Individuen der violettblühenden ($\frac{ann^+}{ann^+} \frac{pall^+}{pall^+}$). Die Versuche wurden im EARHART Plant Research Laboratory des California-Institute of Technology (WENT 1950) durchgeführt. Die verwendeten Temperaturen waren 3°, 6°, 10°, 14° und 17°. Um Tageslängeneinflüsse während der Temperaturbehandlung auszuschalten, wurde diese unter Kurztagbedingungen ausgeführt (Beleuchtungsdauer 8 bis 16 Uhr, Beleuchtungsstärke ~ 10 000 Lux. Fluoreszenzlampe). Nach ihrem Abschluß kamen die Pflanzen in höhere Temperatur und Langtagbedingungen, und zwar betrug die Temperatur entweder 23° konstant oder 23° von 8 bis 16 Uhr und 20° von 16 bis 8 Uhr, die Tageslänge 16 Std. mit 8 Std. natürlichem Licht (8 bis 16 Uhr) und 8 Std. Fluoreszenzlampe (~ 5000 Lux: 16 bis 24 Uhr). Bei dieser Versuchsanordnung ist die gesamte Reaktion eine Nachwirkung der Temperaturbehandlung, denn während der Temperaturbehandlung selbst können die Pflanzen sogar in den verhältnismäßig höheren Temperaturen infolge der Kurztagbedingungen nicht zur Blütenbildung schreiten. Als Reaktion wurde vor allem der Beginn der Achsenstreckung (des Schossens) verwendet. Dieser fällt normalerweise annähernd mit der Ausbildung von mikroskopischen Blütenanlagen (Blütenprimordien) zusammen und kann daher als erstes sichtbares Anzeichen dafür gewertet werden, daß Auslösung der Blütenbildung stattgefunden hat. Darüber hinaus wurden aber die Pflanzen in allen Fällen bis zur Ausbildung von sichtbaren Blütenknospen und vielfach auch bis zur ersten Anthese beobachtet.

Ergebnisse.

Die Ergebnisse sind in graphischer Form in Abb. 1 und 2 zusammengestellt. Folgende Punkte seien hervorgehoben:

1. Bis zu einer gewissen Grenze nimmt mit zunehmender Behandlungsdauer die Schoßzeit ab, d. h. die Wirkung der Temperaturbehandlung zu. Diese Wirkung trägt also quantitativen Charakter.

2. Bei kürzeren Behandlungszeiten ist die Wirksamkeit verschiedener Temperaturen verschieden. Mit Verlängerung der Zeiten scheinen aber die Kurven ein und demselben Endwert zuzustreben. Bei einer Behandlungsdauer von 15 Wochen bestand, was die Schoßzeit angeht, praktisch kein Unterschied mehr zwischen den mit 3°, 6°, 10° und 14° behandelten Pflanzen.

Die 14°-Pflanzen wiesen gegenüber den anderen Gruppen sogar einen gewissen Vorsprung auf, welcher deutlich wird, wenn man das Ausmaß der Achsenstreckung 3 Wochen nach Ende der Behandlung sowie die Zahl der zu diesem Zeitpunkte geöffneten Blüten vergleicht. Die Werte betragen:

	3°	6°	10°	14°
Achsenstreckung (cm)	32,3	30,8	37,5	41,8
Blütenzahl	1,3	0,3	0,8	2,5

Dies beruht aber wahrscheinlich darauf, daß die mit 14° (und in geringerem Maße auch die mit 10°) behandelten Pflanzen während der Temperaturbehandlung weiterwachsen, während die mit den tieferen Temperaturen behandelten im Wachstum nahezu gänzlich sistiert sind; sie sind daher am Ende längerer Behandlungszeiten besser entwickelt als diese und ihnen daher im weiteren Wachstum überlegen.

Die mit 17° behandelten Pflanzen blieben bei allen verwendeten Behandlungszeiten hinter den übrigen Grup-

¹ Meiner „Doktormutter“, Frau Professor Dr. ELISABETH SCHIEMANN, zum 70. Geburtstag am 15. August 1951 in Liebe und Verehrung gewidmet.

² Labor Foundation Research Fellow.

pen zurück. Dies kann darauf beruhen, daß diese Temperatur schon so nahe der oberen Grenze des für die Vernalisation wirksamen Temperaturbereiches liegt, daß optimale Vernalisation nur nach außerordentlich langen Einwirkungszeiten — wenn überhaupt — erreicht werden

1. Die Versuche zeigen, daß, obgleich zweijährige Pflanzen nur nach Kälteeinwirkung zur Blütenbildung übergehen können, die Wirkung der Kälte auch bei ihnen quantitativer Art ist. Für Winter-

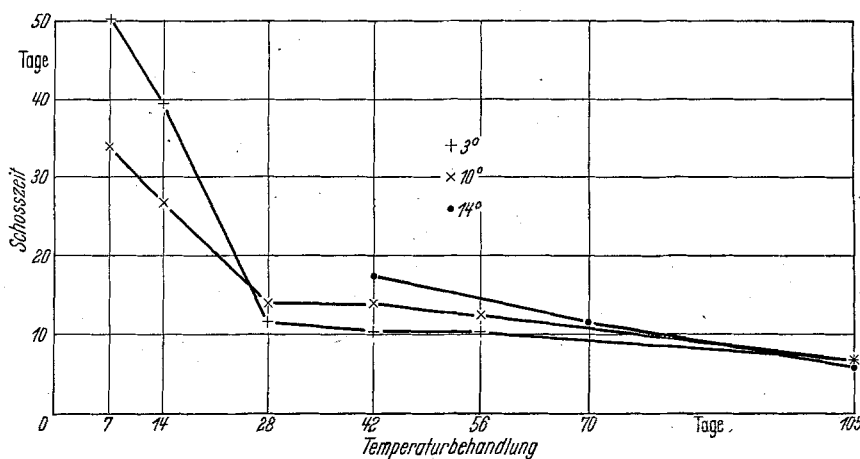


Abb. 1. Einwirkungsdauer tiefer Temperatur und Auslösung der Blütenbildung bei zweijährigem *Hyoscyamus niger*. Die Schoßzeit ist die Zahl von Tagen vom Ende der Behandlung bis zum Beginn der Achsenstreckung.

könnte. Darüber hinaus scheint es aber möglich, daß die Wirksamkeit von 17° mit verlängerter Behandlungsdauer wieder abnimmt. Während bei einer Behandlungszeit von 10 Wochen alle Pflanzen zur Blütenbildung kamen, waren es bei 15 Wochen nur 3 von 6. Wie im nächsten Punkte besprochen werden wird, macht das Temperatur-optimum der Vernalisation mit fortschreitender Behandlungszeit eine Verschiebung zu tieferen Temperaturen durch, und es ist möglich, daß von einer gewissen Einwirkungsdauer an die Temperatur von 17° für Vernalisation unwirksam wird und daß dann sogar ein Teil der schon erreichten Wirkung wieder verlorengehen kann. Diese Frage bedarf aber weiterer Untersuchung.

3. Bei kürzeren Behandlungszeiten weisen die Temperaturkurven der Vernalisation einen ausgesprochenen Optimumverlauf auf. Auch bei Behandlungszeiten von 6–10 Wochen dürfte dies der Fall sein, denn es ist zu erwarten, daß bei weiterer Senkung der Temperatur die Wirkung wieder abnehmen würde. Während aber bei Behandlungszeiten von 1 Woche und 15 Tagen das Optimum bei 10° liegt, beträgt es bei 20 und 31 Tagen 6°; bei 6 Wochen besteht zwischen den 3°- und den 6°-Pflanzen kein Unterschied mehr, und bei 8 Wochen wären 3° wirksamer als 6°. (Zieht man die Achsenstreckung heran, so sind schon bei einer Einwirkungszeit von 6 Wochen 3° wirksamer als 6°; die Länge der Sprosse 3 Wochen nach Ende der Behandlung betrug 22 cm gegenüber 17,3 cm.) Während also mit zunehmender Behandlungsdauer die Wirkung jeder gegebenen Temperatur ansteigt (vielleicht mit Ausnahme von 17° bei Behandlungszeiten von mehr als ~10 Wochen), verschiebt sich das Optimum von höheren zu tieferen Temperaturen. Eine ähnliche Beobachtung ist auch von MELCHERS u. GOEBEL (a. a. O.) gemacht worden. Wird die Behandlung auf 15 Wochen ausgedehnt, so gleichen sich, wie schon in Punkt 2 besprochen, die Unterschiede zwischen den mit 3° bis 14° behandelten Pflanzen aus.

Besprechung.

Eine umfassendere Diskussion des Vernalisationsproblems in dieser Arbeit ist nicht beabsichtigt. Es soll nur je eine Folgerung aus jedem der drei oben besprochenen Punkte hervorgehoben werden.

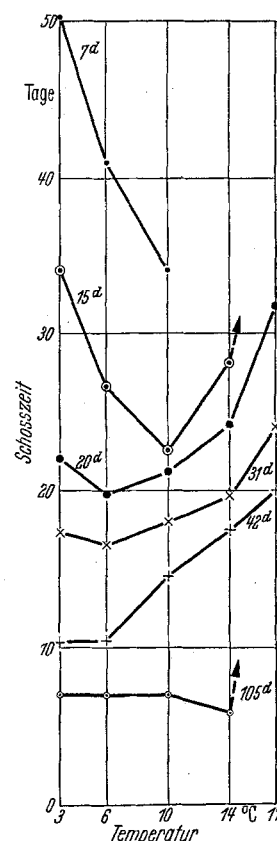


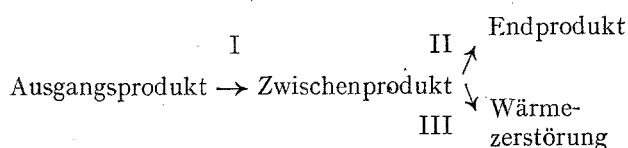
Abb. 2. Temperaturwirkung und Behandlungsdauer (7 bis 105 Tage). Beachte die Verschiebung des Temperaturoptimums. Die Kurven für 7, 42 und 105 Tage Behandlungszeit und die für 15–31 Tage stammen aus zwei verschiedenen Versuchen.

getreide ist dies bereits bekannt (z. B. PURVIS u. GREGORY). Dieser Befund gestattet es, gewisse Aussagen darüber zu machen, in welcher Beziehung die durch den gegebenen Außenfaktor — tiefe Temperatur — in der Pflanze hervorgerufenen Veränderungen zur endgültigen Reaktion — der Blütenbildung — stehen. Diese Beziehung ist eine andere als im Falle der Tages-

länge. Die Wirkung der Tageslänge trägt, jedenfalls was die Anlage von Blütenprimordien anbetrifft (nicht deren Weiterentwicklung), Alles-oder-Nichts-Charakter. Damit Auslösung der Blütenbildung eintritt, muß die Pflanze einer bestimmten Mindestzahl von photoinduktiven Zyklen ausgesetzt werden; Verlängerung der Induktion über diese Mindestzahl hinaus fördert den Vorgang aber nicht mehr (LANG u. MELCHERS 1943). Die Auslösung der Blütenbildung ist nun selber ein Alles-oder-Nichts-Vorgang, denn ein Blütenprimordium kann nur angelegt werden oder nicht. Die Beziehung zwischen der Wirkung der Tageslänge und der Auslösung der Blütenbildung dürfte daher eine ziemlich enge und direkte sein. Man kann annehmen, daß während der photoperiodischen Induktion ein „Zustand“ geschaffen — wahrscheinlich ein Stoff (Blühhormon) angehäuft — wird, der unmittelbar für die Auslösung der Blütenbildung maßgebend ist. Für die Wirkung der Kälte kann dies nicht zutreffen. Da sie quantitativer Art ist, können die durch sie verursachten Veränderungen in der Pflanze nicht mit der Auslösung der Blütenbildung selbst, sondern nur mit einem derselben vorangehenden Vorgang zu tun haben. Man kann z. B. annehmen, daß während der Kältebehandlung ein Enzym gebildet wird, welches die Synthese eines für die Blütenbildung erforderlichen Stoffes katalysiert. Die Menge dieses Enzyms wird

(bis zu einem Maximalwert) mit der Dauer der Kältezeit zunehmen; die Blütenbildung wird deshalb umso schneller eintreten, je länger die Pflanze der Einwirkung tiefer Temperaturen ausgesetzt gewesen ist. Selbstverständlich gestatten die vorhandenen Daten nicht, irgendwelche genaueren Vorstellungen über die Natur der während der Kältebehandlung stattfindenden Vorgänge zu entwickeln; die Annahme eines Enzyms soll nur die grundsätzliche Situation veranschaulichen.

2. Bei ausreichender Einwirkungsdauer scheint mit jeder Temperatur, die überhaupt vernalisationswirksam ist, maximale Vernalisation erreicht werden zu können. Dies steht im Einklang mit der Deutung der Vernalisation, die von LANG u. MELCHERS (1947) entwickelt worden ist. Diese Deutung kann folgendermaßen formuliert werden:



Für die Auslösung der Blütenbildung ist ein „Endprodukt“ der Vernalisation erforderlich (das mit dem in Punkt 1 angenommenen Enzym identisch wäre). Dieses wird über ein „Zwischenprodukt“ gebildet, welches jedoch durch eine andere Reaktion zerstört oder — in bezug auf die Blütenbildung — inaktiviert werden kann. Die Temperatur bestimmt nur das Gleichgewicht dieser Vorgänge, und zwar kann in tieferen Temperaturen die Reaktion II vonstatten gehen (oder auch vonstatten gehen), während in höheren die Reaktion III vollständig überwiegt und alles „Zwischenprodukt“ der Blütenbildung entzogen wird. Wenn dies so ist, und wenn, wie anzunehmen ist, das „Endprodukt“ hochgradig stabil ist, so kann

schließlich in jeder Temperatur, in der überhaupt „Endprodukt“ gebildet wird, auch seine maximale Menge erreicht werden.

3. Die Verschiebung des Temperaturoptimums mit fortschreitender Vernalisation zeigt, daß die für das Kältebedürfnis maßgebenden Vorgänge — was sie auch immer sein und in welcher Beziehung sie zueinander stehen mögen — sich nicht in einem statischen Gleichgewicht befinden, sondern in einem dynamischen, welches sich während des Ablaufes der Vorgänge selbst ändert. Die vorhandenen Daten reichen wiederum nicht aus, um konkrete Annahmen über die Ursachen dieser Änderung zu machen. Doch muß die Tatsache der Änderung als solche, die jetzt für mehrere Objekte demonstriert ist, bei weiteren Bemühungen, die der Vernalisation zugrunde liegenden Vorgänge aufzuklären, berücksichtigt werden.

Literatur.

1. GASSNER, G.: Beiträge zur physiologischen Charakteristik sommer- und winterannueller Gewächse, insbesondere der Getreidepflanzen. Z. Bot. 10, 417—480 (1918).
- 2. GOEBEL, CHRISTA: Die Physiologie der Vernalisationsvorgänge. Zulassungsarbeit (Lehramtsprüfung), Univ. Tübingen (1950).
- 3. LANG, A., und G. MELCHERS: Die photoperiodische Reaktion von *Hyoscyamus niger*. Planta 33, 653—702 (1943).
- 4. LANG, A., und G. MELCHERS: Vernalisation und Devernalisation bei einer zweijährigen Pflanze. Z. f. Naturforschung 2b, 444—449 (1947).
- 5. MELCHERS, G.: Die Wirkung von Genen, tiefen Temperaturen und blühenden Pfropfpartnern auf die Blühreife von *Hyoscyamus niger* L. Biol. Zbl. 57, 568—614 (1937).
- 6. MELCHERS, G., und A. LANG: Die Physiologie der Blütenbildung (Übersichtsbericht). Biol. Zbl. 67, 105—174 (1948).
- 7. PURVIS, O. N., und F. G. GREGORY: Studies in vernalisation of cereals. I. A comparative study of vernalisation of winter rye by low temperature and by short days. Ann. of Bot. N. S. 1, 569—591 (1937).
- 8. STOUT, M.: Relation of temperature to reproduction in sugar beets. J. of agric. Research 72, 49—68 (1946).
- 9. WENT, F. W.: The EARHART Plant Research Laboratory. Chron. bot. 12, 89—108 (1950).

BUCHBESPRECHUNGEN.

NINO BREVIGLIERI, Peschicoltura (Pfirsichkultur). Trattati di Agricoltura, Vol 11°. Ramo editoriale degli Agricoltori. Roma 1951. 590 S. mit 263 z. T. farbigen Abbildungen. 3 schwarz. und 2 farb. Tafeln. Preis: 3000 Lire.

Der durch seine die Obstkultur betreffenden Arbeiten rühmlichst bekannte Verfasser, Professor an der Landwirtschaftlichen und Forstlichen Fakultät der Universität Florenz, Schüler des hervorragenden Leiters des Istituto di Coltivazioni Arboree an der gleichen Fakultät AL. MORETTINI, legt uns hier ein prachtvoll ausgestattetes Werk über Pfirsichkultur vor, in welchem der Gegenstand eine klare und erschöpfende, durch Verwertung einer Fülle von eigenen Forschungsergebnissen und Beobachtungen besonders wertvolle Behandlung erfährt. Auf ein historisches Kapitel, welches sich mit der Herkunft des Pfirsichs, mit seiner Kultur im Altertum und seinem Namen in den verschiedenen Kulturländern befaßt, folgt ein solches, das der hohen Bedeutung der seit frühen Zeiten schon betriebenen Pfirsichkultur in Italien sich widmet. Eine Karte, aus der die Höhe der Pfirsichproduktion in den verschiedenen italienischen Provinzen für das Jahr 1948 sich erkennen läßt, illustriert dies, ferner die Exportgrößen in den letzten Jahrzehnten aufklarste. Die Probleme, die sich bei der italienischen Pfirsichkultur ergeben, werden erörtert, die Pfirsichkultur und -produktion in anderen Ländern, wie U. S. Amerika, Kanada, Argentinien, Uruguay, Chile, Mexiko vergleichsweise herangezogen. Von den europäischen Ländern sind es vor allem Frankreich, Spanien, Deutschland, ferner die osteuropäischen Länder, die Schweiz, Rußland,

von asiatischen Japan, von afrikanischen Ägypten, Algerien und Tunis, die Cyrenaika und Tripolitani, die Südafrikanische Union, schließlich Australien und Neuseeland. Das nächste Kapitel befaßt sich mit der systematischen Stellung des Pfirsichs und einer eingehenden Beschreibung seiner botanischen und pomologischen Charaktere, ein weiteres mit seinem Holz, seinem Gummi, dem Amygdalin seiner Samen, seinen Blüten und deren Verwendung in der Medizin usw. Es folgt eine eingehende Beschreibung und Klassifikation der zahlreichen Varietäten und Rassen, die Blütenbiologie, die Schilderung der Fruchtentwicklung, der genetischen, vor allem auf Verbesserung der Früchte hinzielenden Hybridisationsversuche, Auswahl der verschiedenen empfehlenswerten Rassen nach ihren Reifezeiten (früh-, mittel-, spätreifende). Der Abhängigkeit der Pfirsichkultur von den verschiedenen ökologischen Faktoren, der Vermehrung, den Pfropfmethode, der zweckmäßigsten Art der Verpackung beim Versand der jungen Pflanzen, der Verschulung, der Düngung, den laufenden Kulturarbeiten und Mischkulturen im Pfirsichgarten, der Bewässerung, dem Schnitt und Ausdünnen, der Fruchtreife und -ernte sind weitere Abschnitte des Buches gewidmet. Es schließt mit Rentabilitätsberichten und zugehörigen Berechnungen, ferner mit Angaben über die Verwendung der Pfirsiche in der Konservenindustrie, über die besten Verpackungs- und Versandmethoden für die Früchte und einer Schilderung der hauptsächlichsten Krankheiten und ihrer Bekämpfung. Anhangsweise findet sich eine Zusammenstellung der Pfirsichrassen, ferner der zitierten Autoren